

DER ZÜCHTER

2. JAHRGANG

MAI 1930

HEFT 5

Die Heterostylie und ihre Bedeutung für die Pflanzenzüchtung.

Von F. Laibach.

Als heterostyl bezeichnet man jene Blütenpflanzen, bei denen innerhalb derselben Art zwei (Heterodistylie) oder drei (Heterotristylie) Klassen von Individuen in etwa gleicher Häufigkeit vorkommen, die sich mindestens in folgenden zwei Punkten scharf voneinander unterscheiden: Einmal ist die Griffellänge in den einzelnen Klassen verschieden: die eine Klasse besteht aus Pflanzen mit ausschließlich kurzgriffligen Blüten — man nennt solche Stöcke auch einfach Kurzgriffel —, die andere aus Pflanzen mit nur langgriffligen Blüten, also aus Langgriffeln; bei trimorpher Heterostylie gibt es noch eine dritte Klasse, die Mittelgriffel. Das andere Mal wird nur bei Bestäubungen zwischen Individuen verschiedener Klassen (legitime Verbindungen) voller Samenertrag erzielt, während solche zwischen Individuen derselben Klasse (illegitime Verbindungen) mehr oder weniger unwirksam bleiben.

Auch unter unseren Kulturgewächsen findet sich eine ganze Anzahl heterostyler Arten. Dimorph-heterostyl sind z. B. von den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen der Buchweizen (*Fagopyrum esculentum*), von den gärtnerisch interessierenden die meisten Primeln, sehr viele, z. T. als Zierpflanzen in Betracht kommende Leinarten, darunter *Linum grandiflorum*, *astracatum*, *flavum* (aber nicht *L. usitatissimum*), eine große Zahl *Oxalis*-Spezies, *Houstonia*-Arten, ferner *Forsythia*, *Pulmonaria*, *Menyanthes trifoliata* und andere. Viel seltener ist die Heterotristylie. Außer ihrem bekannten Vorkommen bei einzelnen *Lythrum*-Arten ist sie im wesentlichen beschränkt auf mehrere *Oxalis*-Spezies sowie auf *Pontederia*. Ich möchte daher hier auf die Behandlung dieser Form der Heterostylie verzichten, um so mehr, als sie auch weniger genau untersucht ist, vor allem über ihre Genetik noch keine Klarheit herrscht, und nur auf die Heterodistylie näher eingehen, zumal ich hier auf eigenen Erfahrungen fußen kann.

Die morphologischen Heterostyliemeerkmale.

Der einzige als wesentlich anzusehende morphologische Unterschied zwischen den Lang- und Kurzgriffeln einer heterodistylen Spezies ist der

in der durchschnittlichen Griffellänge. Keines der sonst bekannten morphologischen Unterscheidungsmerkmale scheint sich durchgängig bei allen Heterostylen zu finden. Andererseits ist aber auch keine heterostyle Pflanze bekannt, bei der die beiden Formen morphologisch nur durch die Griffellänge unterschieden wären. Ausgenommen davon ist *Veronica gentianoides*; diese von CORRENS (1924) studierte Pflanze kann aber nicht als echt heterostyl angesehen werden, da die illegitimen Bestäubungen etwa ebenso fruchtbar sind wie die legitimen, sie also der zweiten der oben genannten Forderungen, die wir an eine Heterostyle stellen müssen, nicht genügt. Auch *Linum grandiflorum* zeigt außer in der Griffellänge äußerlich keine Verschiedenheiten, die Staubblätter z. B. sind bei beiden Formen gleich lang, und zwar erreichen die Antheren beidemal die Höhe der Langgriffelnarben; bei mikroskopischer Betrachtung des Pollens zeigt sich aber, daß seine Membranstruktur verschieden ist (v. UBISCH, 1925): der Langgriffelpollen trägt auf seiner Oberfläche deutlich größere und kleinere Warzen, der Kurzgriffelpollen ziemlich gleich große (Abb. 1). Bei anderen heterostylen Leinarten, wie *Linum perenne*, *astracatum*, *flavum*, *maritimum* sind aber die Staubblätter verschieden lang, und zwar sind die der langgriffligen Form kurz, die der kurzgriffligen lang, so daß gewöhnlich die Antheren der einen Form in Höhe der Narben der anderen Form stehen (Abb. 2). Dabei sind die Unterschiede in der Membranstruktur des Pollens auch hier meist, aber nicht immer deutlich. Die *Heterantherie*, das heißt die verschieden hohe Stellung der Antheren, ist sogar für die meisten Heterostylen, unter anderem auch für die Primelarten, typisch. Dazu kommen vielfach noch weitere Unterschiede wie in

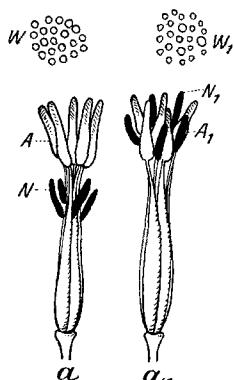


Abb. 1. Heterostyle, aber homoanthere Blüten von *Linum grandiflorum* Ds. Kelch und Krone entfernt wie auch in den späteren Abbildungen. *a* = Kurzgriffelblüte, *a₁* = Langgriffelblüte; *A* u. *A₁* = Antheren. *N* u. *N₁* = Narben, *W* u. *W₁* = Membranstruktur des Pollens. *a* u. *a₁* (frei n. Darwin).

der Größe der Pollenkörper und in der Länge der Narbenpapillen. Sind solche vorhanden, so sind die Pollenkörper der Kurzgriffel größer als die der Langgriffel, während umgekehrt die

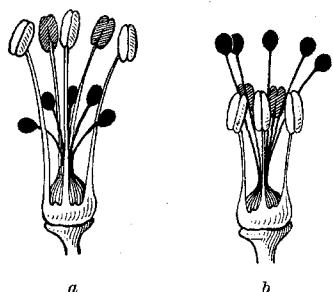


Abb. 2. Heterostyle and heteroanthere flowers of *Linum austriacum* L. a = Kurzgriffelblüte, b = Langgriffelblüte.

Narbenpapillen der langgriffligen Form länger sind die als der kurzgriffligen (Abb. 3). Es werden schließlich auch Heterostyliemerkmale, die andere Organe als die Blüten betreffen, angeführt (ERRERA, 1905), doch scheinen mir diese An-

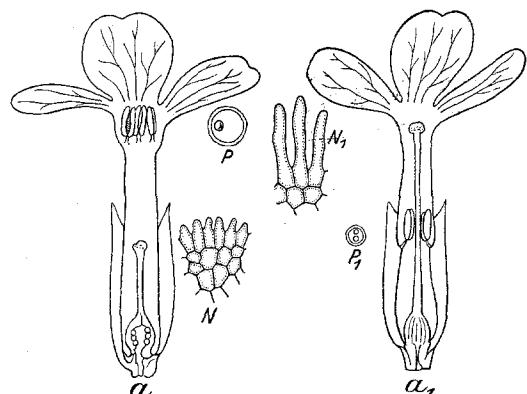


Abb. 3. Heterostyle in *Primula veris* L. a = Kurzgriffelblüte, a₁ = Langgriffelblüte; daneben die zugehörigen Pollenkörper (P u. P₁) und Narbenpapillen (N u. N₁) (nach Darwin).

gaben durchweg nicht genügend begründet. Im Gewicht der Lang- und Kurzgriffelstücke von *Fagopyrum esculentum* und *Linum grandiflorum* konnte jedenfalls CORRENS (1921) keine Unterschiede feststellen.

Wie andere Eigenschaften, so ist natürlich auch die Länge der Griffel und Staubblätter innerhalb der heterostylen Arten keine völlig konstante Größe, sondern mehr oder weniger variabel. Sie ist abhängig von äußeren Einflüssen (vgl. vor allem TISCHLER, 1918), ist aber auch erblich verschieden bei einzelnen Rassen derselben Spezies (Abb. 4). Dabei braucht zwischen den Variationen in der Länge der Griffel

und der Staubblätter keine positive Korrelation zu bestehen. Es kann daher bei Formen, die normalerweise eindeutlichen Narben-Antheren-abstand besitzen, dieser mehr und mehr verschwinden: die Pflanzen können homostyl werden. Diese Homostylie kann wieder phänotypisch bedingt sein und erstreckt sich dann gewöhnlich nicht auf sämtliche Blüten desselben

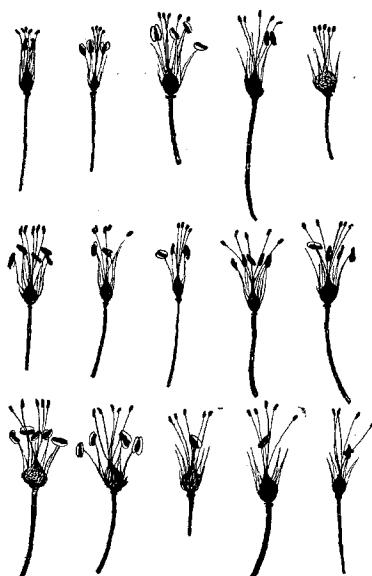


Abb. 4. Blüten verschiedener Langgriffeltypen von *Linum austriacum* L. Man beachte die Unterschiede im Narbenantherenabstand (nach LAIBACH 1929).

Stockes. Es gibt aber auch genotypisch homostyle Rassen, bei denen alle Blüten dieselbe homostyle Ausbildung besitzen. So hat ERNST bei gewissen *Primula*-Arten homostyle Lang- und Kurzgriffel aufgefunden (Abb. 5), während mir bei *Linum austriacum* ein ausgesprochen homostyler Langgriffel, der auf vegetativem Wege erhalten und vermehrt wird, für Vererbungsversuche zur Verfügung steht (Abb. 6).

Die physiologischen Heterostyliemerkmale.

Die morphologischen Unterschiede in der

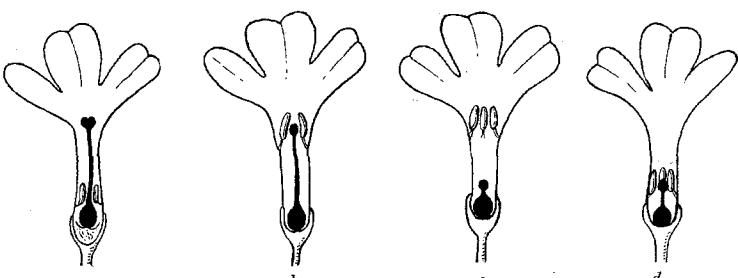


Abb. 5. Hetero- und homostyle Blüten von *Primula viscosa* All. Blüte von a = normalem Langgriffel, b = homostylem Langgriffel, c = normalem Kurzgriffel, d = homostylem Kurzgriffel (nach ERNST 1925).

Griffellänge sind nun nicht die einzigen durchgreifenden Merkmale der Heterostylie. Als wesentlich hat auch der schon eingangs erwähnte

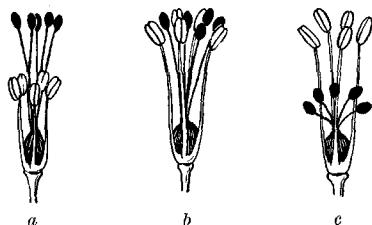


Abb. 6. Blüte eines normalen Langgriffels (a), eines homostylen Langgriffels (b), und eines normalen Kurzgriffels (c) von *Linum austriacum* L. (LABACH 1928).

Unterschied in dem Erfolg der legitimen und illegitimen Bestäubungen zu gelten. Ein und derselbe Pollen verhält sich bei echten Heterostylen auf den beiderlei Narben und Griffeln verschieden. Langgriffelpollen ist unwirksam bzw. vermindert wirksam auf der Langgriffelnarbe, erfolgreich dagegen auf der Kurzgriffelnarbe (Abb. 7); Kurzgriffelpollen ist unwirksam auf

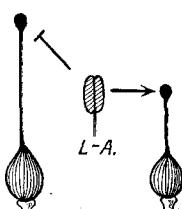


Abb. 7.

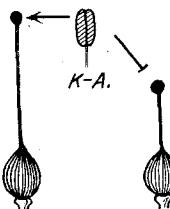


Abb. 8.

In dieser und in den folgenden Abbildungen bedeutet:
L-A. = Langgriffelanthere, K-A. = Kurzgriffelanthere,
→ = Pollen ist wirksam, — = Pollen ist unwirksam.

der Kurzgriffelnarbe, erfolgreich auf der Langgriffelnarbe (Abb. 8).

Beruht dieser Unterschied, der sich hier zwischen langen und kurzen Griffeln dokumentiert, nun einfach auch wieder auf ihrer verschiedenen Länge? Man hat das früher einmal behauptet (DELPINO, 1867); die Schläuche, die der Langgriffelpollen treibt, sollen zu kurz sein und daher in den langen Griffeln nicht bis zum Ziel gelangen. Wie wenig durchdacht diese Auffassung ist, darauf hat schon STRASBURGER (1886) hingewiesen. Es müßten ja dann die Schläuche des Kurzgriffelpollens, die mit Leichtigkeit die langen Griffel durchwachsen, erst recht in den kurzen Griffeln die Samenanlagen erreichen können. Die Verbindung kurz × kurz wäre also eine legitime. Dem widerspricht aber die Erfahrung, und so ergibt sich, daß neben den morphologischen Unterschieden auch physiologische zwischen den beiderlei Griffeln einer heterostylen Pflanze vorhanden sein müssen.

Daß diese sogar völlig unabhängig von Längen-

unterschieden der Griffel entstehen können, zeigt folgender Fall (Abb. 9): die Griffellängen von *Linum viscosum* sind bedeutend geringer als die von *L. hirsutum*. Die Differenz ist so stark, daß die Langgriffel von *viscosum* (b_1) ebenso große Griffel besitzen wie die Kurzgriffel von *hirsutum* (a_2). Trotzdem gelingen alle legitimen Verbindungen zwischen den beiden Arten leicht, während alle illegitimen völlig versagen. So

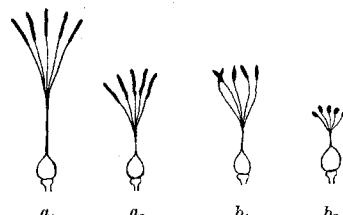


Abb. 9. Das Gynoecium der Lang- und Kurzgriffelform von *Linum hirsutum* L. (a_1 u. a_2) und *L. viscosum* L. (b_1 u. b_2).

kann z. B. der Langgriffelpollen von *viscosum* die Kurzgriffel von *hirsutum* erfolgreich bestäuben, nicht aber die eigenen Langgriffel. Folglich müssen die Griffel der *hirsutum*-Kurzgriffelform und die der *viscosum*-Langgriffelform trotz Übereinstimmung in der Länge physiologisch verschieden sein. (Ebenso ließe sich zeigen, daß die kurzen Griffel von *hirsutum* (a_2) und *viscosum* (b_2) physiologisch gleich sein müssen, obwohl sie auffallende Größenunterschiede zeigen).

Auch zwischen dem Pollen der beiden Formen müssen bei allen heterostylen Spezies Unterschiede bestehen, sonst könnten sich die beiden Pollensorten nicht gegenüber ein und demselben Griffeltyp so verschieden verhalten. In den langen Griffeln wächst ja der Kurzgriffelpollen gut, der Langgriffelpollen schlecht (Abb. 10), umgekehrt aber in den kurzen Griffeln der Lang-

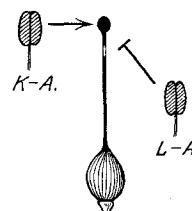


Abb. 10.

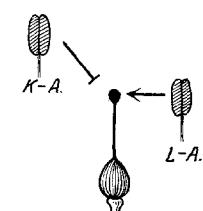


Abb. 11.

griffelpollen gut und der Kurzgriffelpollen schlecht (Abb. 11)¹.

Auch dieser Unterschied im Pollen kann nicht

¹ Manchmal, wie nach DARWIN bei *Linum grandiflorum*, keimt übrigens der Pollen auf der ungeeigneten Narbe überhaupt nicht, während bei anderen Heterostylen die Pollenschläuche zu langsam bzw. nicht weit genug im Griffel vordringen.

rein morphologisch bedingt sein. Wenn man anfangs behauptet hat (DELFINO), daß der *größere* Kurzgriffelpollen eben wegen seines größeren Volumens längere Schläuche treiben könne als der *kleinere* Langgriffelpollen, so hat schon DARWIN dem entgegenhalten können, daß es ja Heterostyle mit *gleich* großen Pollenkörnern in beiden Formen gibt (*Linum*). Überdies hat CORRENS (1889) auch experimentell das Unhaltbare dieser Auffassung bewiesen. *Auch die Unterschiede zwischen den Pollenkörnern der beiden Formen müssen also physiologisch begründet sein.*

Die physiologischen Unterschiede können aber auch wieder ganz unabhängig von der Höhe der Antheren entstehen, in denen der Pollen gebildet wird. Das ergibt sich aus dem Beispiel von *Linum grandiflorum*. Hier sind ja, wie wir sahen (siehe Abb. 11), die Staubblätter in beiden For-

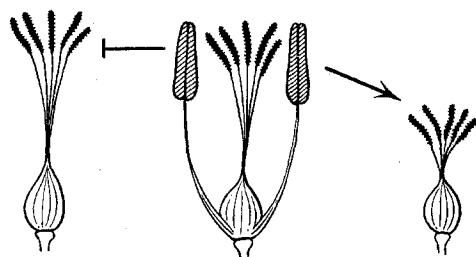


Abb. 12. Wirkung des Langgriffelpollens von *Linum grandiflorum* Dsf.

men gleich lang, und trotzdem zeigen die in ihnen erzeugten Pollenkörper genau die gleichen scharfen physiologischen Heterostylieunterschiede wie bei anderen Heterostylen, bei denen die Antheren in verschiedener Höhe stehen (Abb. 12 und 13).

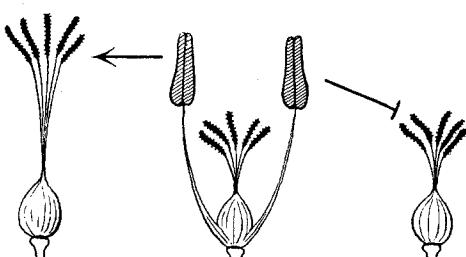


Abb. 13. Wirkung des (in gleich hohen Antheren wie der Langgriffelpollen entstandenen) Kurzgriffelpollens von *L. grandiflorum* Dsf.

Worauf die physiologischen Unterschiede in den Griffeln und im Pollen beruhen, wissen wir nicht. v. UBISCH (1925) führt sie auf Konzentrationsunterschiede gewisser Substanzen, ERNST (1925) auf ein Konzentrationsgefälle in verschiedenen Höhenlagen der Blüten zurück. Osmotische Untersuchungen, die zur Stützung dieser Hypothesen notwendig wären, sind aber bisher nicht angestellt worden.

Als wichtig für das *praktische* Arbeiten mit Heterostylen ergibt sich aus dem Gesagten folgendes: Will man zwei heterostyle Rassen oder Arten kreuzen, so muß man als Partner Individuen verschiedener Griffelform wählen. Bei Rassenkreuzungen hat man sonst gewöhnlich nur geringen Erfolg, bei Artkreuzungen meist gar keinen. Nicht immer ist es leicht, beide Formen gleichzeitig zu erhalten. Besonders dann, wenn die betreffende Pflanzenart nur vegetativ vermehrt zu werden pflegt, findet sich mitunter die eine Griffelform ausschließlich oder überwiegend in Kultur. So hat DARWIN darauf hingewiesen, daß unter den von Blumenzüchtern bezogenen Varietäten der *Primula auricula* die langgrifflige Form selten sei, da sie nicht geschätzt wird. Es kann auch vorkommen, daß eine heterostyle Art lange Zeit nur in einer Form kultiviert und dann, obwohl sie schlecht Samen ansetzt, nicht als heterostyl erkannt wird. Das ist der Fall gewesen bei *Plumbago capensis* und *Ceratostigma plumbaginoides*. Erstere wurde vor etwa 100 Jahren in Europa eingeführt, aber ebenso wie letztere anscheinend nur in der Kurzgriffelform. Erst DAHLGREN (1918, 1923) konnte nachweisen, daß es sich in beiden Fällen um heterostyle Arten handelt. Man wird also bei Neueinführungen darauf zu achten haben, ob nicht etwa eine heterostyle Spezies vorliegt, und dann beide Formen gleichzeitig zu erhalten versuchen; sonst ist die Möglichkeit ihrer Kultur im wesentlichen von ihrer Fähigkeit zu vegetativer Vermehrung abhängig.

Das Problem der Legitimität und Illegitimität erfährt nun aber eine Komplizierung. Die physiologischen Unterschiede sind nämlich ebenso wenig wie die morphologischen völlig stabil, sondern ebenfalls bis zu einem gewissen Grade variabel. Das kann sich dann in der Weise auswirken, daß die illegitimen Bestäubungen nicht immer gleich schlechte Resultate haben. Schon an demselben Stock versagen sie ja bei vielen Blüten, bei anderen haben sie Erfolg. Ferner verhalten sich die heterostylen Spezies in diesem Punkte oft recht verschieden. Viele Primeln setzen verhältnismäßig leicht Früchte an; das gilt in besonders hohem Maße für *Primula sinensis*. Dagegen ist es mir bei *Linum grandiflorum* bisher nie gelungen, durch Bestäubungen zwischen Langgriffeln auch nur eine einzige Frucht zu erhalten (wie übrigens auch DARWIN nicht), bei Kurzgriffeln von *L. perenne* nur äußerst selten, wohingegen die Kurzgriffel der ersten Art und die Langgriffel der letzten bis zu einem gewissen, jedenfalls höheren Grade selbstfertil sind. Selbst innerhalb derselben Spezies gibt es

schwächer und stärker selbstfertile Rassen (*L. austriacum*). Zwischen solchen, die bei Selbstbestäubung nie Früchte bringen, und solchen, die verhältnismäßig leicht ansetzen, existieren vielfache Übergänge. Dabei prägt sich die stärkere oder schwächere Selbstfertilisität nicht immer auch morphologisch aus. Meist scheint sich allerdings mit dem stärkeren Homostylwerden einer sonst heterotheren Art auch größere Selbstfertilisität einzustellen. Bei *typischer Homostylie* wird sogar *stets* ein hoher Grad von Selbstfertilisität erreicht. Das wußte man schon zu DARWINS Zeiten und hat es in neuerer Zeit sowohl bei Primeln (v. UBISCH, ERNST) als beim Lein (LAIBACH) bestätigt gefunden.

Danach scheinen also doch auch Beziehungen zwischen der Morphologie der Staubblätter und der Physiologie des Pollens bestehen zu können. Der Pollen aus den hohen Antheren der homostylen Langgriffel nähert sich gewissermaßen in seinem physiologischen Verhalten dem Pollen normaler Kurzgriffel, der aus den niedrigen Antheren der homostylen Kurzgriffel dem normaler Langgriffel. Man hat daraus den Schluß ziehen wollen, daß die physiologischen Eigenschaften des Pollens nicht in erster Linie von der *Griffelform* abhängen, ob er also auf einem Lang- oder einem Kurzgriffel entsteht, sondern von der *Höhe der Antheren*, in denen er gebildet wird. Dementsprechend hat man die Begriffe Legitimität und Illegitimität anders, als wir das oben taten, definiert. Legitim sollen alle Verbindungen zwischen in gleicher Höhenlage befindlichen Antheren und Narben sein, illegitim die zwischen Narben und Antheren von verschiedener Höhe. Pollen von homostylen Langgriffeln müßte also danach alle Langgriffel legitim, alle Kurzgriffel illegitim (vgl. Abb. 14), Pollen von homostylen

den in seinem Sinne legitimen, in unserem Sinne illegitimen Kombinationen nur ein Drittel dieselbe Fertilität erreicht wie die unbestritten legitimen Verbindungen normal kurz \times normal lang und reziprok. Ferner bleiben von den in seinem Sinne illegitimen, in unserem Sinne legitimen Kombinationen nur drei von elf in ihrer Fertilität hinter den sicher illegitimen Verbindungen normal kurz \times normal kurz und normal lang \times normal lang zurück, die übrigen zeigen bessere, zum Teil wesentlich bessere Resultate. Wenn also auch zweifellos ein Einfluß der Homostylie auf die physiologischen Eigenschaften des Pollens zu konstatieren ist, so kann doch keine Rede davon sein, daß beim Homostylwerden einer Form ihr Pollen die physiologischen Eigenschaften der anderen Form annimmt; er erfährt nur eine *Modifizierung* in dieser Richtung. Beachtenswert scheint mir auch, daß die Struktur der Pollenhaut (Warzenbildung) bei *homostylen Langgriffeln* von *Linum austriacum* dieselbe ist wie bei *normalen Langgriffeln*. Die Modifizierung erstreckt sich also nur auf die physiologischen Eigenschaften des homostylen Pollens, nicht auf die morphologischen.

In erster Linie ausschlaggebend für den Erfolg einer Verbindung scheint mir daher immer noch der Umstand, daß Pollen und Narbe verschiedener Griffelform angehören. *Wir werden also weiterhin als legitim die Kreuzungen zwischen Lang- und Kurzgriffeln bezeichnen, müssen uns nur klar darüber sein, daß beim Arbeiten mit homostylen Formen die Fertilitätsverhältnisse gewisse Modifikationen erfahren.*

Den Züchter dürfte von den im vorstehenden mitgeteilten Tatsachen am meisten die interessieren, daß es innerhalb derselben heterostylen Art neben selbststerilen auch mehr oder weniger selbstfertile Rassen geben kann. Daß ihr Vorkommen nicht auf Primeln und Leinarten beschränkt ist, darauf scheint mir hinzuweisen, daß verschiedene Forscher bei denselben Heterostylen nach illegitimer Bestäubung zu ganz abweichenden Ergebnissen gekommen sind. Beim Buchweizen z. B. erhielten KORSHINSKY und MONTEVERDE (1900) sowie CORRENS (1921) keinen Samenansatz; ALTHAUSEN (1910) und DAHLGREN (1922) hatten dagegen Erfolg. Bezeichnend ist dabei, daß offenbar ALTHAUSEN zum Teil mit homostylen Formen gearbeitet hat. Man wird also erwarten können, daß auch bei anderen Heterostylen, die sich zunächst als stark selbststeril erweisen, selbstfertilere Rassen existieren, und hat den Vorteil, beim Suchen nach solchen in der Neigung zur Homostylie einen bequemen morphologischen Anhaltspunkt für deren Auf-

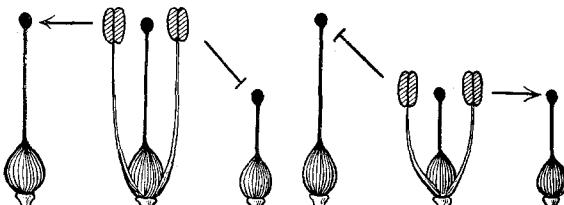


Abb. 14. Homostyle Langgriffel. Abb. 15. Homostyle Kurzgriffel.

Kurzgriffeln dagegen alle Kurzgriffel legitim, alle Langgriffel illegitim bestäuben (Abb. 15). Mit dieser Auffassung, die von v. UBISCH (1925) und ERNST (1925) vertreten wird, stehen aber nicht nur meine Kreuzungsergebnisse bei *Linum austriacum*, sondern auch die ERNSTS selbst bei *Primula* nur zum Teil im Einklang. So zeigt seine letzte Zusammenstellung (1928a), daß von

findung zu haben. Welch große Vorteile solche selbstfertile Formen dem Züchter bieten, darauf braucht kaum hingewiesen zu werden; denn daß sich die Auslese und die Gewinnung reinen Materials bei selbstbefruchtenden Organismen wesentlich einfacher gestaltet als bei obligat allogamen, ist klar.

Im vorigen Abschnitte wurde erwähnt, daß morphologische Heterostyliemerkmale, die sich nicht auf die Blütenregion, sondern auf andere Organe beziehen, bisher nicht sicher festgestellt sind. Von Interesse dürfte daher ein Befund sein, der sich auf gewisse entwicklungsphysiologische Unterschiede zwischen Lang- und Kurzgriffeln bei *Linum austriacum* bezieht (LAIBACH, 1930a). Es hat sich gezeigt, daß die Langgriffelsamen durchschnittlich langsamer keimen als die Kurzgriffelsamen und daß von gleich alten, das heißt am selben Tage gekeimten Lang- und Kurzgriffeln die ersten durchschnittlich später zur Blüte gelangen als die letzteren (wenigstens im ersten Lebensjahr; ob auch in den späteren?). Hier sind also zum erstenmal Heterostyliemerkmale sicher nachgewiesen, die die Entwicklung des Gesamtorganismus betreffen.

Die Vererbung der Heterostylie.

Auf die Frage, wie die Heterostylie vererbt wird, hat zuerst HILDEBRAND (1864) die Aufmerksamkeit gelenkt. Er fand bei *Primula sinensis*, daß illegitim bestäubte Langgriffel beinahe ausschließlich langgrifflige Nachkommen hervorbringen. Aber seine sowie DARWINS Experimente reichten nicht aus, um damals schon den Erbgang der Heterostylie klarzulegen. Das gelang erst BATESON und GREGORY (1905) durch ebenfalls an *Primula sinensis* ausgeführte Versuche, die von GREGORY später (1911) ergänzt und dann (1915) auf *Primula acaulis* ausgedehnt wurden. Dabei ergab sich, daß die Heterostylie nach dem einfachsten Mendelschema vererbt wird. Wenn man mit *a* den Erbfaktor für Langgriffligkeit, mit *A* den für Kurzgriffligkeit bezeichnet, so sind die Langgriffel rezessive Homozygoten von der Formel *aa*, die Kurzgriffel Heterozygoten von der Formel *Aa*. Dem entsprechen die Kreuzungsergebnisse:

Legitime Verbindungen	$Aa \text{ ♀} \times aa \text{ ♂} = \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{2} aa$
	kurz lang kurz lang
Illegitime Verbindungen	$aa \text{ ♀} \times Aa \text{ ♂} = \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{2} aa$
	lang kurz kurz lang
	$aa \text{ ♀} \times aa \text{ ♂} = aa$
	lang lang lang
	$Aa \text{ ♀} \times Aa \text{ ♂} = \frac{1}{4} AA + \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{4} aa$
	kurz kurz kurz lang

Im letzten Falle resultiert eine neue Form, die homozygotisch kurzgrifflige *AA*, die stets, ob mit Lang- oder Kurzgriffeln verbunden, nur kurzgrifflige Nachkommen hervorbringt.

Derselbe Vererbungsmodus hat sich später bei anderen daraufhin geprüften Heterostylen (*Fagopyrum*, *Pulmonaria*, *Linum*) bestätigen lassen. Er entspricht dem, der auch für die Vererbung des Geschlechts gilt. Hier sind gewöhnlich die Weibchen die rezessiven Homozygoten und die Männchen die Heterozygoten. Nur bei *Fragaria* ist es umgekehrt. Ob es auch unter den Heterostylen Fälle gibt, bei denen die Langgriffel heterozygotisch und die Kurzgriffel homozygotisch sind, muß die Zukunft lehren.

In der *Natur* werden im allgemeinen nur *legitime* Bestäubungen für die Entwicklung der Nachkommenschaft in Betracht kommen. Diese muß deshalb nach der obigen Formulierung des Erbganges zur Hälfte aus Lang-, zur Hälfte aus Kurzgriffeln bestehen. Wenn allerdings die eine oder die andere Griffelform stärker selbstfertil ist, so daß neben den legitimen auch illegitime Bestäubungen eine Rolle spielen, so kann es, wie sich auch experimentell hat zeigen lassen (LAIBACH, 1923), zu erheblichen Abweichungen von dem Verhältnis 1:1 kommen¹. Auch durch andere, sekundäre Einflüsse könnten Verschiebungen zustande kommen. Im großen und ganzen scheint aber nach den bisher in der Natur bzw. in Kulturen aus spontan entstandenem Saatgut vorgenommenen Zählungen das Verhältnis angenähert gewahrt zu sein. Gesetzmäßige, wenn auch schwache Abweichungen hat bisher nur CORRENS (1921) in umfangreichen Aussaaten bei *Linum grandiflorum* und *Fagopyrum esculentum* sicher festgestellt. Auf welchen sekundären Ursachen sie hier beruhen, weiß man nicht.

Die Faktoren *A* und *a* sind offenbar nicht nur verantwortlich für die Ausbildung der morphologischen Heterostyliemerkmale, sondern auch für die physiologischen der Griffel und des Pollens. Nur muß beim Pollen beachtet werden, daß seine physiologischen Eigenschaften noch von der Erbkonstitution der Mutter, nicht von seinen eigenen Genen bestimmt werden, wie das auch für andere Eigenschaften des Pollens (Farbe, Form) bekannt ist. Ein heterozygotischer Kurzgriffel erzeugt zwar zweierlei, nämlich *A*- und *a*-Pollenkörper. *Physiologisch* verhält sich

¹ Das ist auch nach CORRENS (1924) bei (der unecht heterostylen) *Veronica gentianoides* und nach LEWITSKY (1928) bei *Anchusa officinalis* der Fall, und zwar überwiegen beidemal die Langgriffel wegen ihrer fast ungeschwächten Selbstfertilität.

indes auch der *a*-Pollen wie *Kurzgriffelpollen*, er überträgt aber die physiologischen Eigenschaften des *Langgriffelpollens*.

Daß zwischen den Faktoren für Lang- und Kurzgriffligkeit und anderen z. B. Farbfaktoren *Koppelungen* bestehen können, ist nicht weiter verwunderlich, für den Züchter aber unter Umständen von Bedeutung. Die Primeluntersuchungen BATESON und GREGORYS haben dafür Beispiele erbracht, und neuerdings hat ERNST (1928 b) eine besonders starke Koppelung zwischen den Faktoren für Kurzgriffligkeit und Calycanthemie (Bildung einer Doppelkorolle durch kronartige Umwandlung des Kelches) bei Primeln festgestellt. In gewissen Versuchen waren 50% Kurzgriffel, dagegen nur 1% Langgriffel calycanthem.

Die oben erwähnten erblichen Abweichungen vom normalen Heterotylietyp in Richtung der Homostylie sind bei *Linum austriacum* anscheinend durch besondere polymere Faktoren bedingt, die wohl schon bei den monomorphen Ahnen vorhanden waren. Die durch Selbstbestäubung erhaltenen Nachkommen unseres homostylen Langgriffels besitzen denn auch stark variierende Narbenantherenabstände, de-

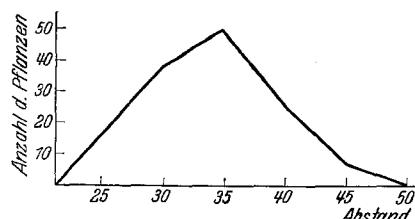


Abb. 16. Kurve des Narbenantherenabstandes von 139 durch Selbstbestäubung erhaltenen Nachkommen eines homostylen Langgriffels von *Linum austriacum* L. Abstand in Teilstrichen des Okularmikrometers; 1 Teilstr. = 0,075 mm (LAIBACH 1929).

ren Kurve der Binomialkurve gleicht (Abb. 16). Die homostylen Primeln ERNSTS verhalten sich anders. Werden sie untereinander oder mit den normalen Lang- und Kurzgriffeln gekreuzt, so verläuft der Erbgang so, als ob neben den Faktoren *a* für lange Griffel und *A* für kurze Griffel noch besondere Faktoren *b* für niedrige Antherenstellung und *B* für hohe Antherenstellung vorhanden wären. ERNST legt daher der Vererbung der Heterostylie nicht ein Mono-, sondern ein Dihybridenschema zugrunde, wobei er starke Koppelung zwischen den Faktoren *A* und *B* bzw. *a* und *b* annimmt. Durch — sehr selten vorkommendes — Reißen dieser Koppelung sollen Keimzellen *Ab* und *aB* entstehen, die den homostylen Formen den Ursprung geben.

Ich halte die Deutung der Versuchsergebnisse

nicht für zwingend, kann aber im Rahmen dieses Aufsatzes nicht näher auf die Frage eingehen (vgl. LEIBACH 1929). Nur auf eins möchte ich hinweisen. Wir wissen schon lange, daß heterostyle Formen den homostylen Charakter annehmen können, wenn die Heterostyliefaktoren mit anderen, z. B. Farbfaktoren, die mit der Heterostylie an und für sich gar nichts zu tun haben, in bestimmter Weise in Kombination treten. Vielleicht ist die Erklärung der ERNST-schen Versuchsergebnisse in ähnlicher Richtung zu suchen.

Die Entstehung der Heterostylie.

Daß wir es bei der Heterostylie nicht mit einem ursprünglichen, sondern mit einem abgeleiteten Zustand zu tun haben, daß also die Ahnen der Heterostylen einmal gleichgrifflig gewesen sein müssen, darüber ist man sich wohl einig. Man hat sogar Grund zu der Annahme, daß die heterostylen Arten erst relativ spät entstanden sind, nach Bildung der Familien und Gattungen, ja Untergattungen; denn man findet z. B. bei *Linum* sowohl in der Untergattung Syllinum wie Eulinum neben heterostylen typisch gleichgrifflige Arten.

Wie die Stammformen der Heterostylen ausgesehen haben mögen, können wir mit Sicherheit nicht sagen. Ähnelten sie mehr der jetzigen Lang- oder der Kurzgriffelform, stellten sie ein Mittelding zwischen beiden dar oder glichen sie etwa den homostylen Typen? Eine Gegenüberstellung heterostyler Arten und nahe verwandter, heute noch gleichgriffliger sollte uns gewisse Fingerzeige geben. ERNST (1925) hat die gleichgrifflige *Primula longiflora* und die dimorphe *P. farinosa* vergleichend morphologisch untersuchen lassen. Das Ergebnis führte aber hier zu dem Schluß, daß die Stellung der Narbe und Staubbeutel bei *P. longiflora* nicht die der Stammplante der heterostylen Primeln sein kann. Sie ist vielmehr selbst schon eine abgeleitete Form und entweder gleichzeitig mit den heterostylen Arten und unabhängig von ihnen aus einer gemeinsamen Grundform entstanden, oder sie ist die allein erhalten gebliebene Langgriffelform einer heterostylen Art. Die Entscheidung über diese beiden Möglichkeiten hofft ERNST durch Kreuzungen der *P. longiflora* mit gewissen heterostylen Arten, die sich als durchführbar erwiesen haben, herbeiführen zu können. Beim Vergleich gleichgriffliger Leinarten wie *Linum usitatissimum*, *angustifolium* und *tenuifolium* mit dem echt heterostylen, dabei aber homoantheren *L. grandiflorum* gewinnt man den Eindruck,

dass die Langgriffelform des letzteren in ihrem Blütenbau eine viel größere Übereinstimmung aufweist mit dem der gleichgriffligen Arten als die Kurzgriffelform. Sie erstreckt sich sogar auf die Membranstruktur des Pollens, insofern als die Warzenbildung (siehe Abb. 1) bei den monomorphen Arten mehr der der Langgriffelform der Heterostylen entspricht. Daraus darf man schließen, daß die Stammpflanze der heterostylen Leinarten der jetzigen Langgriffelform mindestens näher stand als der Kurzgriffelform. Auf ähnlichem Standpunkt stehen auch CORRENS (1924), H. DE VRIES (1924) und LEWITSKY (1928), insofern als sie annehmen, daß die Langgriffelform der Heterostylen ursprünglich allein vorhanden war und aus ihr die Kurzgriffelform durch Mutation eines der α -Faktoren in A entstanden ist. ERNST (1925) will dagegen die Entstehung der Heterostylie auf richtungslose Kleinmutationen zurückführen.

Wie bei allen deszendenztheoretischen Fragen, so wird es auch bei dieser wohl kaum gelingen, volle Klarheit darüber zu erhalten, wie die Entwicklung gelaufen ist. Solange es nicht möglich ist, das Entwicklungsexperiment, das die Natur vor langer Zeit unbeobachtet durchgeführt hat, zu wiederholen und aus einer gleichgriffligen Art eine heterostyle künstlich herzustellen, dabei ihre Entstehung Schritt für Schritt zu kontrollieren, so lange werden unsere Vorstellungen über diesen Vorgang mit einem starken Unsicherheitsfaktor behaftet sein.

Literaturverzeichnis.

Die Literatur über Heterostylie ist ausführlich in den beiden zusammenfassenden Darstellungen:

UBISCH, G. v.: Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. *Bibliographia genet.* 2 (1925), sowie LEHMANN, E.: Heterostylie, in Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausgegeben von E. BAUR und M. HARTMANN, Liefg 4 (1928), zusammengestellt.

Ich führe daher hier nur einige dort nicht genannte meist später erschienene Arbeiten auf:

ERNST, A.: Zur Vererbung der morphologischen Heterostyliemerkmale. *Ber. dtsch. bot. Ges.* 46, 573—588 (1928).

ERNST, A.: Zur Genetik der Heterostylie. *Z. Abstammgslehre* 1, 635—665 (1928a).

ERNST, A.: Genetische Studien über Calycanthemie bei Primula. *Festschr. HANS SCHINZ. Beibl.* Nr 15 zur *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* 73, 665—704 (1928b).

LEWITSKY, G. A.: Biometrisch-geographische Untersuchung der Heterostylie bei *Anchusa officinalis* L. (s. l.). *Z. Abstammgslehre* 1, 987—1005 (1928).

LAIBACH, F.: Zur Vererbung der physiologischen Heterostylieunterschiede. *Ber. dtsch. bot. Ges.* 46, 181—189 (1928).

LAIBACH, F.: Die Bedeutung der homostylen Formen für die Frage nach der Vererbung der Heterostylie. *Ber. dtsch. bot. Ges.* 47, 584—596 (1929).

LAIBACH, F.: Untersuchungen an heterostylen Leinarten. *Z. Abstammgslehre* 54, 246—247 (1930).

LAIBACH, F.: Entwicklungsphysiologische Unterschiede zwischen Lang- und Kurzgriffeln bei einer heterostylen Pflanze (*Linum austriacum* L.). *Z. Abstammgslehre* 55, 157—184 (1930a) (im Erscheinen).

DE VRIES, H.: Über Scheinbastarde. *Naturwiss.* 12, 161—165 (1924).

(Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenbau der Hochschule für Landwirtschaft und Brauerei Weihenstephan.)

Über die Züchtung kurzhalmiger Weizensorten und die Bedeutung der Hartweizen für die Weizenzüchtung.

Von H. Raum.

I

Die Länge des Strohes hat in der Getreidezüchtung bisher nur eine geringe Beachtung erfahren. In der Weizenzüchtung speziell kann man sagen, daß der Halm in seiner Länge fast überhaupt nicht beeinflußt wurde. Das in meinem Institut seit Jahren geführte Sortiment von zahlreichen Linien aus alten Landsorten und von modernen Zuchtsorten ist in den Jahren 1927 bis 1929 unter anderem auf die Länge der Halme untersucht worden, indem wir von je 5 Pflanzen jeder Sorte die Länge des Halmes festgestellt haben.¹ Dabei hat sich folgendes ergeben:

	Länge des Halmes in cm		
	Durchschnitt aus 1927	1928	1929 Durchschnitt
49 Landsorten ..	148,3	134,5	138,9 140,6
36 Zuchtsorten ..	144,6	126,7	135,9 135,7

Unter den Landsorten (reine Linien), die in allen 3 Jahren unter Mittel stehen, ist die kürzeste ein ferrugineum aus Saloniki mit durchschnittlich 115,3 cm. Die nächsten beiden besitzen einen Halm von 125 cm (Kis-Tur und Mährischer 40). Unter 130 cm befindet sich keine andere Sorte, ein Beweis, wie wenig wirklich kurzstrohige Linien unsere einheimischen Landweizen enthalten.

Die kurzstrohigsten gezüchteten Sorten sind Mauerner und Göttinger begrannter mit 120 cm

¹ Vom Wurzelhals bis zum untersten tauben Ährchen gemessen.